

ERKENNUNG ARTEIGENER LAUTE DES TOTENKOPFAFFEN
(SAIMIRI SCIUREUS) NACH ZERSTÖRUNG DER HÖRRINDE

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

des

Fachbereichs Biologie

der

Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Klaus Hupfer

aus München

München 1976

1. Berichterstatter: Prof. Dr.Dr.h.c. H.J. Autrum

2. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Bruckmoser

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Februar 1977



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
EINLEITUNG	1
METHODIK	4
ERGEBNISSE	17
DISKUSSION	37
ZUSAMMENFASSUNG	43
LITERATURVERZEICHNIS	45

EINLEITUNG

Arteigene Laute als Stimuli komplexer Frequenz-Zeitstruktur mit biologischer Bedeutung eignen sich besonders beim Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) für hörphysiologische Untersuchungen, da das umfangreiche Lautrepertoire in einer Serie von Arbeiten bereits untersucht wurde (WINTER et al., 1966; WINTER, 1969a; WINTER, 1969b; SCHOTT, 1975; PLOOG et al., 1975). Bisher ist von Einzelzellableitungen im Hörcortex bekannt, daß einzelne Neurone - teilweise selektiv - auf Vokalisationen antworten (WINTER und FUNKENSTEIN, 1970; NEWMAN und WOLLBERG, 1972; NEWMAN und WOLLBERG, 1973a; NEWMAN und WOLLBERG, 1973b). Ungeklärt ist, ob solche Zellpopulationen auch im thalamischen Relaiskern (*Corpus geniculatum mediale*) und mesencephalen Abschnitt der Hörbahn (*Colliculus inferior*) schon existieren oder ob diese Integrationsleistung dem Cortex vorbehalten ist. Ausgehend von diesen Befunden versucht die vorliegende Arbeit zu klären, inwieweit das Erkennen arteigener Laute durch Läsionen im Bereich des Hörcortex beeinflusst wird.

Verhaltensteste vor und nach Läsionen im Hörcortex wurden bisher nur unter Verwendung von nicht-arteigenen Hörstimuli mit einfachen Frequenz- und Amplitudenverläufen durchgeführt (Zusammenfassung der verwendeten Stimuli und ihrer Darbietung bei TRAHOTIS und ELLIOTT, 1970). Dabei zeigte sich, daß eine Vielzahl von Dressuraufgaben nach Abtragung des auditorischen Cortex bei Katzen und Affen noch gelöst werden kann, wie

Reaktion auf den Beginn eines Tones (KRYTER und ADES, 1943), Unterscheidung verschiedener Schallintensitäten eines Tones (RAAB und ADES, 1946; ROSENZWEIG, 1946; OESTERREICH et al., 1971), sowie Erkennen von Frequenzänderungen (BUTLER et al., 1957; GOLDBERG und NEFF, 1961; THOMSON, 1960). Defizite treten dagegen in der Ausführung von Aufgaben auf, die eine Unterscheidung von Tonsequenzen erfordern, wie ABA gegen BAB o.ä. (JERRISON und NEFF, 1953; DIAMOND und NEFF, 1957; STEPIEN und CORDEAU, 1960; CORNWALL, 1967; KELLY, 1973).

Der Hörcortex bei Primaten wurde vorwiegend am Rhesusaffen untersucht. Aber auch beim Totenkopffaffen liegen elektrophysiologische Befunde (HIND et al., 1958; MASSOPUST et al., 1968) sowie eine Degenerationsstudie nach Läsion im Gyrus temporalis superior vor (FORBES und MOSKOWITZ, 1974). Der auditorische Cortex wird nach der Zusammenfassung von NEFF et al. (1975) in eine Kernzone (sensorischer auditorischer Cortex, AI) und eine Gürtelzone (auditorischer Assoziationscortex, AII) eingeteilt. Übereinstimmend wird die Lage des primären sensorischen Cortex (AI) beim Rhesus- und beim Totenkopffaffen im temporalen Operculum angegeben. Diese Annahme gründet sich auf elektrophysiologische Befunde (kürzeste Latenzen und größte Amplituden der durch auditorische Stimuli evozierten Summenpotentiale; ADES und FELDER, 1942; HIND et al., 1958; MASSOPUST et al., 1968), Degenerationsexperimente nach Läsionen im Corpus geniculatum mediale (die Hauptprojektionen des Corpus geniculatum mediale enden im

temporalen Operculum; CLARKE und LeGROS, 1936; MESULAM und PANDYA, 1973; WEGENER, 1974), Degenerationsexperimente nach Läsion im temporalen Operculum (Rückprojektionen gehen ausschließlich zum Corpus geniculatum mediale und Colliculus inferior; FORBES und MOSKOWITZ, 1974) sowie auf cytoarchitektonische Befunde (die zelluläre Struktur der 4. und 5. Cortexschicht im temporalen Operculum entspricht dem Bild des sensorischen Koniocortex; PANDYA und SANIDES, 1973). Aufgrund der Cytoarchitektur und den efferenten Verbindungen zu Corpus geniculatum mediale und Colliculus inferior kommt dem dorsolateralen Abschnitt des Gyrus temporalis superior eine besondere Bedeutung in der auditorischen Gürtelzone zu. Aus diesem Bereich stammen auch die oben zitierten Einzelzelleableitungen, die die Spezifität einzelner Zellen auf arteigene Laute zeigen. Zum auditorischen Assoziationscortex muß weiter der ventrolaterale Abschnitt des Gyrus temporalis superior gerechnet werden, wie ein hoher Prozentsatz von Zellantworten auf auditorische Stimuli und kombinierte Dressur-Läsionsexperimente von IVERSEN und MISHKIN (1973) zeigten. Letztere Autoren konnten erst nach Abtragung des ganzen mittleren Abschnittes des Gyrus temporalis superior, also unter Einbeziehung der ventrolateralen Region, ein Vergessen einer auditorischen Frequenzunterscheidungsaufgabe nachweisen.

METHODIK

Allgemeines

Die Dressurexperimente wurden an dreizehn Totenkopffäffchen (4 ♂♂, 9 ♀♀) durchgeführt. Sieben Tiere (2 ♂♂, 5 ♀♀) erhielten bilaterale Läsionen im Hörcortex. Alle Tiere gehörten dem romanischen Typ (MacLEAN, 1964) an, was anhand morphologischer Merkmale und dem Karyotyp (JONES et al., 1973) bestimmt wurde.

Dressurablauf

Das Training besteht aus einer GO/NO GO-Dressur mit Sozialkontakt als positivem Verstärker (HUPFER und MAURUS, 1975). Dazu wird das Versuchstier nach mehrstündiger Isolation (5 - 15 Stunden) in den Dressurkäfig gebracht (Abb. 1,A).

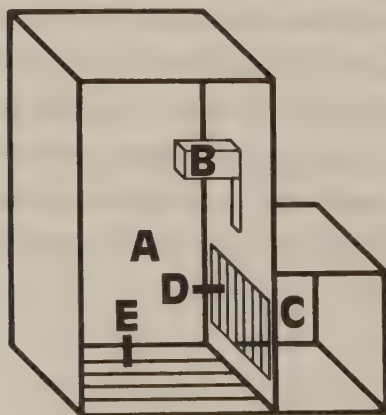


Abb. 1 Dressuranordnung

Erläuterungen siehe Text.

Normalerweise springt es spontan auf die Stange (B) und bleibt dort mit Ausnahme weniger Spontansprünge (zwei bis drei pro Sitzung). Dieses Bestreben, den höchsten verfügbaren Platz einzunehmen, ist aus Verhaltensbeobachtungen bekannt (DUMONT, 1968; WINTER et al., 1966). Im angrenzenden Käfig (C) befindet sich ein operativ stumm gemachter Totenkopffaffe. Berührungs- und visueller Kontakt zwischen beiden Tieren ist zwischen den einzelnen Reizdarbietungen nicht möglich, da das Gitterfenster (D) zusätzlich durch eine fernsteuerbare Tür verschlossen ist. Das Versuchstier muß beim Vorspielen arteigener (GO-) Stimuli von der Stange auf den Boden springen, bei Präsentation artfremder (NO GO-) Stimuli auf der Stange bleiben. Richtige Sprünge werden durch Öffnen der Verbindungstür (nicht jedoch des Gitterfensters) zwischen den Käfigen für eine halbe Minute belohnt. Nach Schließen der Tür springt das Versuchstier im Regelfall von selbst auf die Stange zurück. Falsche Sprünge, sowie Spontansprünge, wurden bei den ersten Tieren nicht, dann durch milden elektrischen Schock am Bodengitter (E) bestraft.

Das Training findet jeden zweiten Tag mit zehn GO- und zehn NO GO- Stimuli statt. Während der Andressur (3 Tage) wird die Aufgabe dadurch erleichtert, daß nur GO-Stimuli geboten werden. Um die Auswertung und den Vergleich zwischen einzelnen Tieren zu erleichtern, wurde der Versuchsablauf standardisiert, d.h. jedes Tier durchläuft diesselbe Reihe von Lauten, die einmal in zufälliger Reihenfolge angeordnet wurden, nach dem in Tabelle 1 angegebenen Schema.

1) GENERALISIEREN ZWISCHEN ARTEIGENEN UND ARTFREMDEN LAUTEN

Andressur	1 Woche	3 Sitzungen	nur 10 GO-Stimuli pro Sitzung
Lernen	ca. 3 Wochen	bis Kriterium	
Pause	ca. 2 Wochen		
Wiederholung		bis Kriterium	
UNILATERALE LÄSION			
Pause	ca. 3 Tage		
Test	ca. 2 Wochen	bis Kriterium oder mindestens 5 Sitzungen	10 verschiedene artfremde Laute und 10 verschiedene artfremde Laute
BILATERALE LÄSION			
Pause	ca. 3 Tage		
Test	max. 2 Monate	bis Kriterium oder mindestens 16 Sitzungen	pro Sitzung

2) DRESSUR AUF DEN BEGINN EINES AUDITORISCHEN STIMULUS

max. 2 Wochen bis Kriterium pro Sitzung 10 Stimuli

3) DISKRIMINATION ZWISCHEN EINEM ARTEIGENEN LAUT (Bellen) UND WEIßEM RAUSCHEN

max. 1 Monat bis Kriterium
oder mindestens
10 Sitzungen pro Sitzung 10 mal Bellen
und 10 mal weißes Rauschen

TABELLE 1: Zeitplan der Dressur. Die Programmpunkte 2 und 3 wurden nur von den Tieren 9, 11 bis 13 und der Kontrollgruppe durchlaufen.

Art der akustischen Stimuli

1) Diskrimination zwischen arteigenen und artfremden Lauten. Das verwendete Lautrepertoire wurde unter ähnlichen Bedingungen, wie von SCHOTT (1975) angegeben, auf Tonband aufgezeichnet. Dabei erfolgten die Aufnahmen in einem reflexionsarmen Raum. Um Affenvokalisationen zu erhalten, wurden die Äffchen mit einer Reihe verschiedener Situationen konfrontiert: Tier allein (spontane Vokalisation, Vorzeigen eines Lederhandschuhs, plötzliches Berühren des Tieres, Annäherung von Menschen an den Käfig, Füttern - nach verschieden langer Futterdeprivation, Vorspielen arteigener Laute, akustischer Kontakt mit Gruppenmitgliedern oder fremden Totenkopffäffchen), ähnliche Aufzeichnungen mit Tiergruppen, Zusammengeben mehrerer Tiere in einen Käfig, elektrischer Hirnreiz (JÜRGENS und PLOOG, 1970). Von dem so erhaltenen Lautmaterial wurden Frequenz/Zeit- und Amplituden/Zeit-Spektrogramme angefertigt. Die bisherigen Untersuchungen am Lautrepertoire des Totenkopffaffen wurden weitgehend an dem "gothischen" Typ durchgeführt. Für die vorhandene "romanische" Unterart ergaben sich teilweise abweichende Vokalisationseigentümlichkeiten. Die wichtigsten Abweichungen sind zum Teil bei WINTER (1969b) und aufgrund der hier erhaltenen Daten bei PLOOG et al. (1975) näher beschrieben. Das vorliegende Material wurde in Anlehnung an die Klassifizierung der Laute des gothischen Typs der Totenkopffäffchen in sieben Gruppen eingeteilt (Abb. 2): Piep-, Triller-, Err-, Kakel-, Bell-, Schrei- und Gackerlaute.

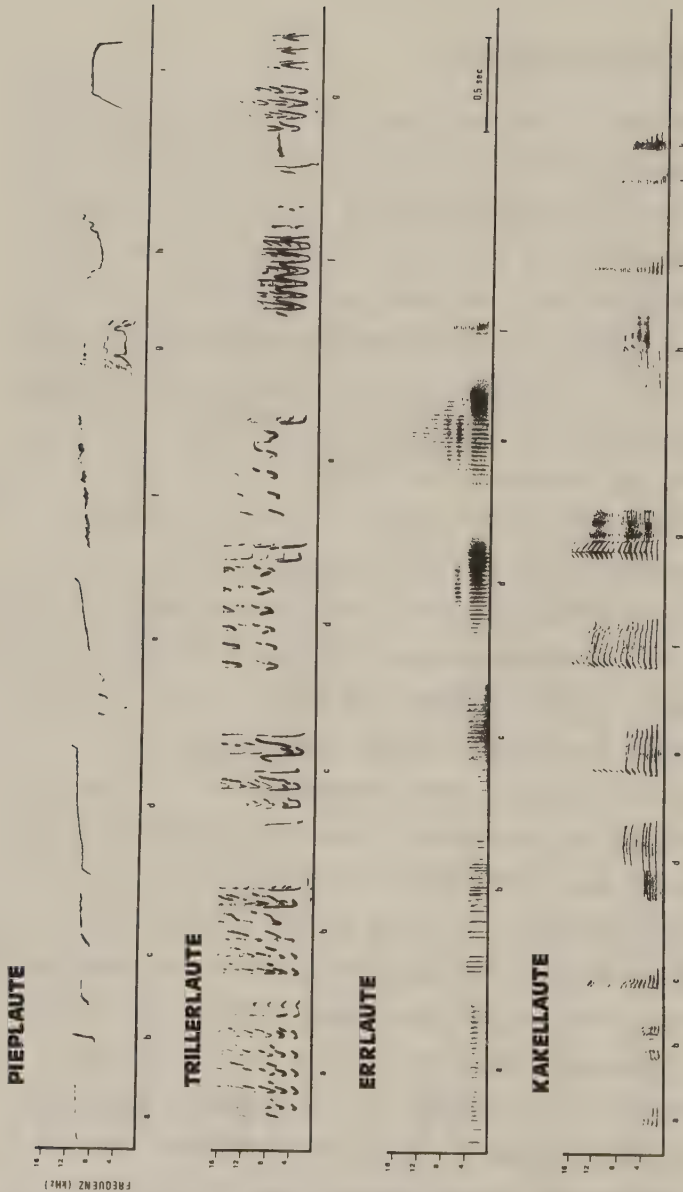


Abb. 2a Repertoire verwendeter arteigener Laute (Auswahl der wichtigsten Varianten)
 Piep-, Triller-, Err- und Kakellaute
 Nomenklatur in Anlehnung an WINTER et al. (1966)
 und JÜRGENS und PLOOG (1970).

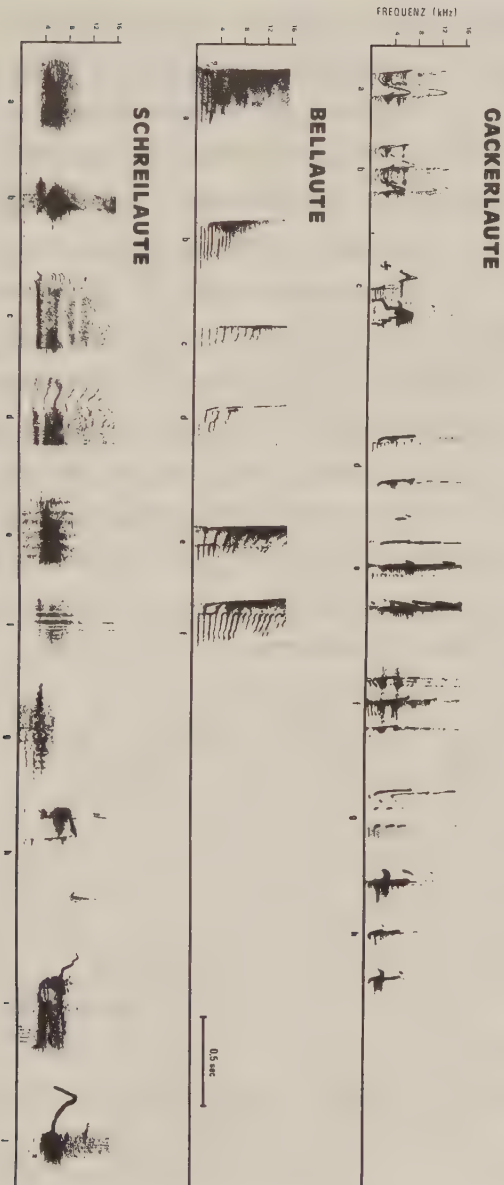


Abb. 2b Arteigene Laute (Fortsetzung)
Gacker-, Bell- und Schreillaute

Die Aufgabe der Dressur besteht darin, die Unterscheidungs-fähigkeit der Tiere zwischen arteigenen und artfremden Lauten zu testen. Die Lösung der Aufgabe erfordert nicht nur ein Unterscheiden bestimmter belohnter von bestimmten nicht belohnten Stimuli, wie bei vielen herkömmlichen Dressuren, sondern die Zuordnung (Generalisierung) einzelner Laute zu Lautgruppen (arteigene Lautgruppe - artfremde Lautgruppe). Das bedeutet aber, daß dem Tier auf der einen Seite möglichst verschiedenartige, das gesamte Lautrepertoire repräsentierende Vokalisationen als positive GO-Stimuli geboten werden müssen. Diese Voraussetzung wird von der Dressur dadurch erfüllt, daß die verschiedenen obengenannten Laute der Totenkopffäffchen gleichmäßig über das Dressurprogramm mit jeweils 10 GO-Stimuli pro Sitzung verteilt sind. Aufgrund der vielfältig vorhandenen arteigenen Laute (57 GO-Varianten) hört das Tier während des Lernvorgangs jede der verschiedenen verwendeten Lautvarianten höchstens 2 mal. Laut WINTER et al. (1966) besteht eine - wenn auch nicht strenge - Korrelation zwischen Stimmung (Motivation) des Tieres und einzelnen Vokalisationsgruppen, z.B. die Zuordnung zwischen gerichteter Aggression und Errlauten. Diese mögliche verschiedenartige kommunikative Bedeutung der einzelnen in Abb. 2 angegebenen Vokalisationsgruppen berücksichtigt das Dressurprogramm insofern, als bei jeder Dressursitzung innerhalb der 10 GO-Stimuli mindestens ein Laut aus jeder der 7 Vokalisationsgruppen verwendet wird.

Auf der anderen Seite muß diesem Repertoire an arteigenen Lauten eine möglichst verschiedenartige Sammlung von artfremden Lauten gegenüberstehen. Dies ist durch die 75 verschiedenen NO GO-Stimuli verwirklicht (Abb. 3). Von der Frequenz-Zeitstruktur her gesehen, bestehen verschieden große Ähnlichkeiten zu arteigenen Vokalisationen. Dies führte zur Einteilung in drei Hauptgruppen:

- Gruppe 1: Laute, die Pieplauten des Totenkopffäffchens ähneln (22 Varianten). Da Pieplaute eine einfache Frequenz-Zeitstruktur besitzen, ließen sich diese Laute synthetisieren. Die Ähnlichkeiten mit Totenkopffaffenlauten sind innerhalb dieser Gruppe am größten. Dies zeigt sich daran, daß Laute der Gruppe 1 wie Laut f oder h von den Tieren häufiger verwechselt und wie arteigene Laute beantwortet wurden.
- Gruppe 2: Laute, die Triller-, Gacker-, Kakel- und Errlauten der Affen ähneln. Hierbei ist die Ähnlichkeit wesentlich geringer, als in Gruppe 1. Diese Laute konnten nicht mehr mit den einfachen, zur Verfügung stehenden Mitteln synthetisiert werden, sondern mußten durch Schneiden von Tonbändern mit Vogellauten und Umweltgeräuschen und Neukombination erstellt werden (37 Varianten).
- Gruppe 3: Laute und Geräusche, die keine Ähnlichkeit mit Totenkopffaffenlauten besitzen (16 Varianten). Dieses Repertoire an artfremden Lauten ist gleichmäßig über die jeweils 10 NO GO-Stimuli pro Dressurtag verteilt.

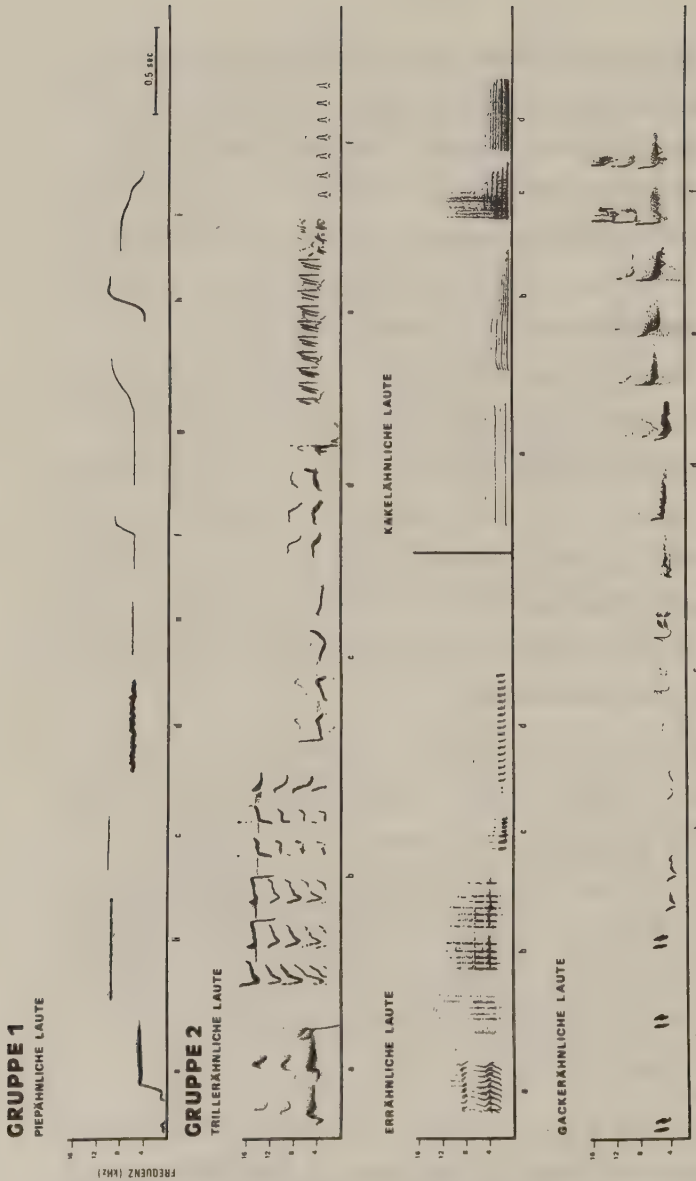


Abb. 3a Repertoire nicht arteigener Laute (Auswahl der wichtigsten Varianten) Gruppe 1 und 2

Die Einteilung in 3 Gruppen erfolgt nach abfallender Ähnlichkeit im Vergleich zu Totenkopfpaffenlauten.

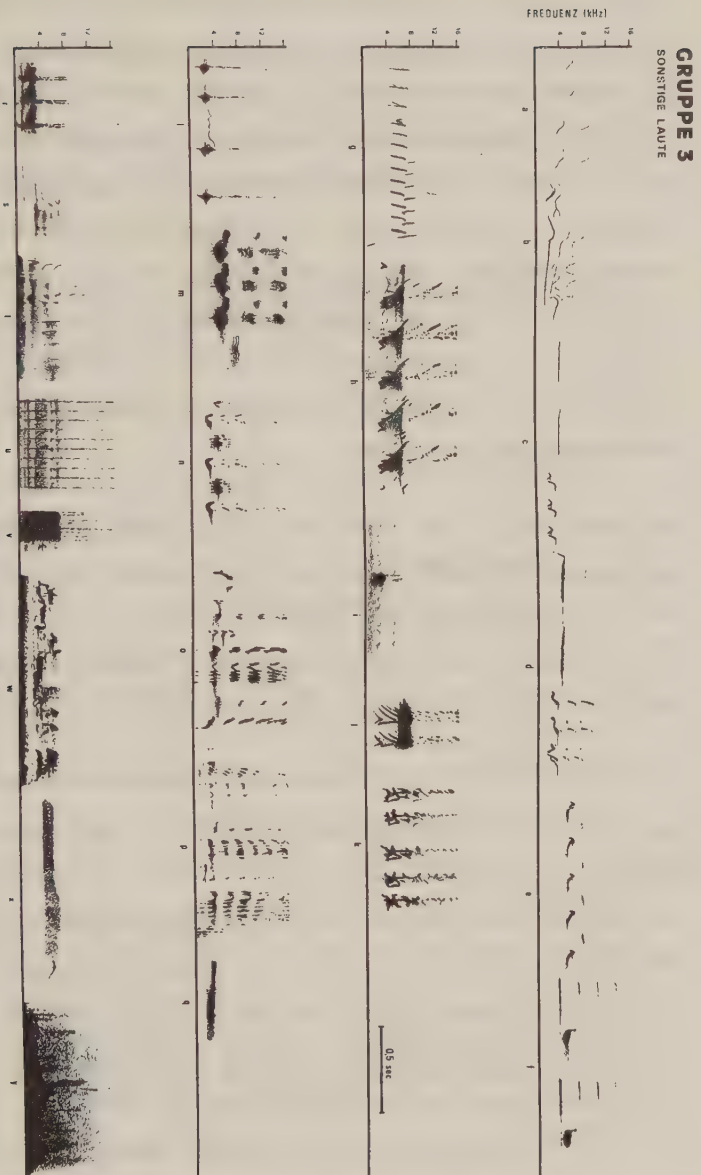


Abb. 3b Nicht arteigene Laute (Fortsetzung) Gruppe 3

Um zu vermeiden, daß das Tier anhand anderer Charakteristiken die Laute als arteigen/artfremd diskriminiert, wurden GO- und NO GO-Laute hinsichtlich mittlerer Schallintensität, Stärke des Grundrauschens, Zeitdauer, Raumreflexion bei Aufnahme und Bandschneidetechnik in zufälliger Reihenfolge angeordnet. Darüberhinaus wurde für jedes Tier in jedem Trainingsabschnitt die Verteilung der Fehler in Abhängigkeit von der Verteilung der obengenannten Charakteristiken verglichen. Es zeigte sich, daß nach der erfolgten Lernphase keines der Tiere eine der obengenannten Möglichkeiten als Entscheidungshilfe benutzt.

Als Dressurkriterium mußte das Tier an drei unmittelbar aufeinanderfolgenden Sitzungen eine Leistung von 85% oder mehr korrekten Antworten zeigen. Die Tiere 4 - 6, 9 und 11 - 13 wurden nach Abschluß des geschilderten Versuchsprogramms noch mit den folgenden Dressuren weiter getestet:

2) Dressur auf den Beginn eines auditorischen Stimulus.

Die Dressur wurde dahingehend vereinfacht, daß dem Tier nur noch ein Laut geboten wurde (Piep d; Abb. 2). Nach Erlernen der Aufgabe wurde die Dressur mit einem weiteren Laut (Bellen f) und schließlich mit dem gesamten Repertoire der GO-Laute wiederholt. Das Tier mußte lernen, stets auf der Stange sitzenzubleiben und nur beim Vorspielen eines der angegebenen Laute auf die Bodenstange zu springen. Die geforderte Leistung betrug 26 richtige Antworten bei 30 Versuchen in drei aufeinanderfolgenden Sitzungen.

3) Diskrimination zwischen zwei Lauten.

Die Tiere müssen nicht mehr zwischen den beiden Gruppen arteigen und artfremd, sondern nur noch zwischen einem spezifischen GO-Stimulus, nämlich einem arteigenen Bellaut (Bellen f, Abb. 2), und einem NO GO-Stimulus (weißes Rauschen) unterscheiden.

Bei den unter 2) und 3) genannten Dressuren wurde keine Bestrafung durch Schock angewendet.

Statistik

Prae/postoperative Unterschiede, sowie der Anstieg der Trainingskurven wurde mittels des bei PFANZAGL (1968) angegebenen χ^2 -Tests für einen Freiheitsgrad geprüft. Der χ^2 -Test geht von der unabhängigen Wiederholung der einzelnen Versuche aus. Diese Grundannahme gilt sicher nicht für den Lernprozeß. Lernen bedeutet ja Verhaltensänderung aufgrund vorausgehender Erfahrung. Während der Wiederholung und im folgenden Zeitraum der Dressur kann jedoch, wie das stabile Ergebnis der Kontrolltiere zeigt (Tab. 3, Abb. 5), die Annahme der Unabhängigkeit der einzelnen Versuche zumindest nicht verworfen werden. Das Auftreten von Fehlern ist dann auch nicht mehr - wie häufig beim Lernprozeß - von Schallintensität, Zeitdauer des Stimulus, Art der Sequenz aufeinanderfolgender Stimuli oder vom Schwierigkeitsgrad des einzelnen Diskriminationsversuchs abhängig.

Operationstechnik

Die Narkose erfolgte mit Narkoren (Pentobarbital-Natrium, 38 mg/kg). Da die Kaumuskulatur über dem in Frage kommenden Areal liegt, wird sie ohne Beschädigung des Muskels vom Knochen gelöst und seitlich abgeklappt. Unter dem freigewordenen Schläfenbereich können bereits die über dem Sulcus temporalis superior und dem Sulcus lateralis verlaufenden Blutgefäße durch den Knochen erkannt werden und als Markierungshilfen beim Aufbohren des Schädeldachs dienen. Nach Entfernung der harten Hirnhaut werden sämtliche im Läsionsbereich liegende Gefäße des Gyrus temporalis superior koaguliert. Darauf erfolgt unter Sichtkontrolle mittels Pipette und Unterdruck (Wasserstrahlpumpe) die Abtragung des Gyrus temporalis superior. Der entstehende Hohlraum wird mit Gelitta-Tampons, die als Füllmaterial und blutstillend wirken, gefüllt, anschließend der Schädel mit einem Stück deenzymatisierter menschlicher Dura (Lyodura Braun) und Gewebekleber (Histoacryl-Blau) verschlossen und der Kaumuskel wieder am verbleibenden Schädelknochen festgeklebt. Selbst nach Überleben der Tiere um bis zu 9 Monaten konnte keine Abstoßungsreaktion und damit verbundene Infektion gegen die körperfremden Materialien festgestellt werden. Die bilateralen Läsionen wurden in zwei unilateralen Operationen im Abstand von etwa 8 Tagen gesetzt.

Histologie

Die Tiere wurden in tiefer Narkose mit isotonischer Kochsalz-

lösung und 10%igem Formalin perfundiert. Die in Paraffin eingebetteten Gehirne wurden alle 250 μ , im Bereich des Corpus geniculatum mediale alle 50 μ geschnitten und mit Toloidinblau angefärbt.

ERGEBNISSE

I. Dressur

Die gestellte Aufgabe, zwischen arteigenen und artfremden Lauten zu unterscheiden, wurde von den Tieren in durchschnittlich 173 Versuchen (9 Sitzungen) erlernt. In dieser Zahl sind 60 Versuche zur Prüfung des Kriteriums nicht einbezogen. Die Leistungen der einzelnen Tiere sind in Abb. 4 dargestellt. Zum Vergleich mit herkömmlichen Dressurverfahren sind die Tiere S_1 und S_2 eingezeichnet, die mit gleichen akustischen Stimuli, aber in einer Schock-Avoidance-Apparatur trainiert wurden. Selbst der Vergleich mit nur zwei Tieren zeigt die deutlich geringere Zahl von Versuchen beim Training von Totenkopffaffen mit sozialem Verstärker (HUPFER, 1975).

Die Stabilität der Dressur wurde nach mindestens einer Woche Trainingspause überprüft ("Wiederholung", Tab. 1). Tiere, die nicht sofort das Kriterium erfüllen konnten, wurden nachtrainiert und benötigten im Durchschnitt 26 Versuche, was 1 1/2 Dressursitzungen entspricht, um erneut das alte Leistungsniveau zu erreichen. Die Zahl der Nachtrainingsversuche ist für jedes Tier in Abb. 4 als schraffierter

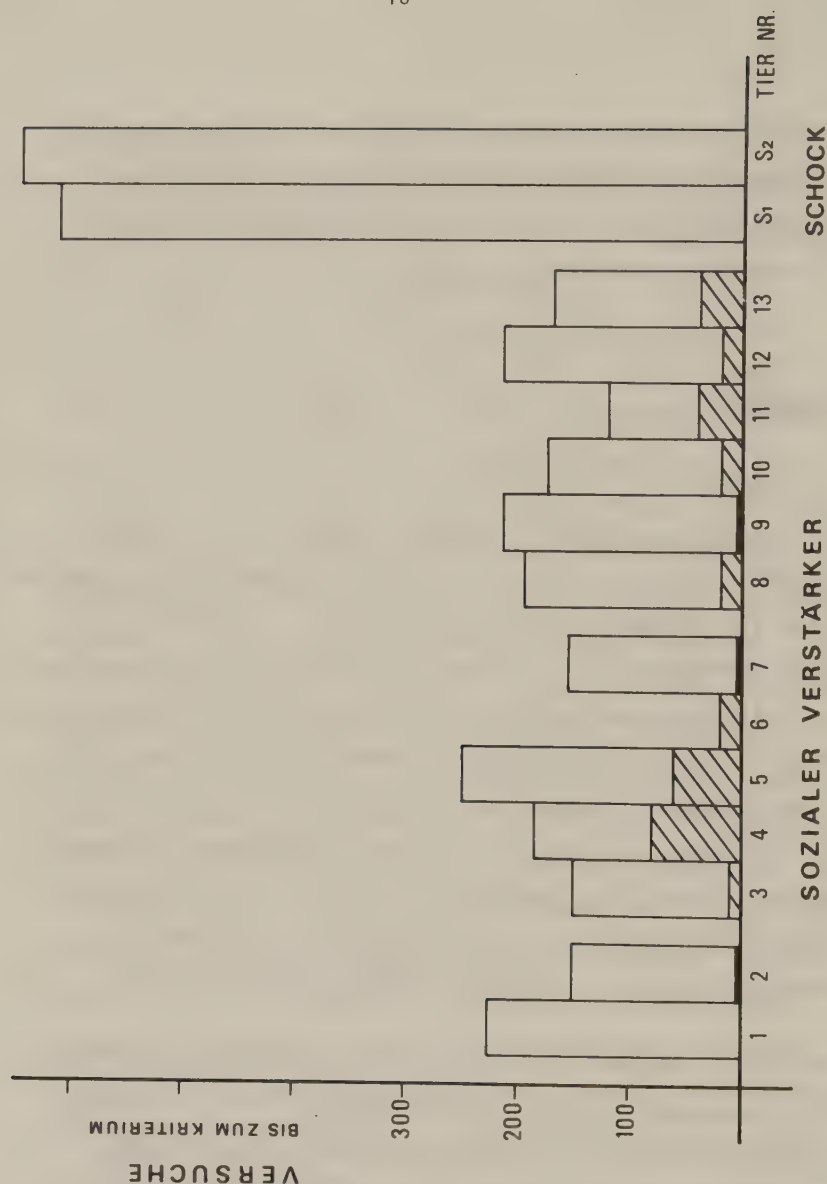


Abb. 4 Ergebnisse der Dressur

Jede Säule stellt die Zahl der Versuche bis zum Erreichen des Kriteriums für ein Tier dar. Die schraffierten Bereiche zeigen die Zahl der Versuche bis zum erneuten Erreichen des Kriteriums nach mindestens 2 Wochen Trainingspause an (Wiederholung, Tab. 1). Alle Tiere, außer S_1 und S_2 wurden mit Sozialkontakt als positivem Verstärker konditioniert.

Bereich angegeben. Tier 1 zeigte in der Wiederholung stets überzufällige Leistungen, war aber - wenn auch mehrfach - nur zu einer Leistung von 85% richtigen Versuchen an zwei aufeinanderfolgenden Sitzungen fähig. Deshalb wurde es aus den Experimenten genommen. Die Tiere 3 bis 6 wurden als Kontrollgruppe über 2 1/2 Monate weiter dressiert um die Stabilität der Dressurleistung über längere Zeiträume zu verfolgen. Die Dressurkurven dieser 4 Tiere sind in Abb. 5 wiedergegeben und zeigen deutlich das hohe Diskriminationsniveau auch für diesen langen Zeitraum.

Abb. 5 Dressurkurven

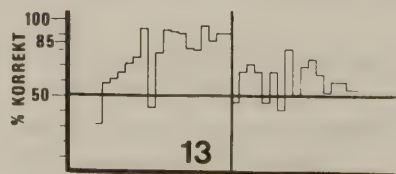
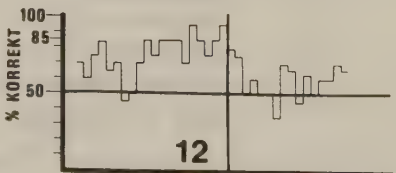
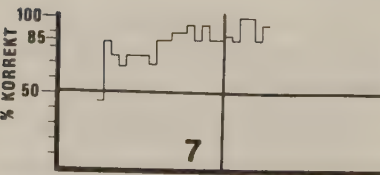
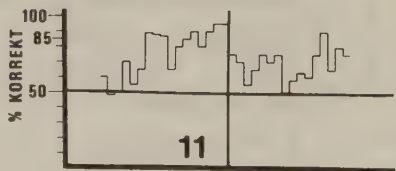
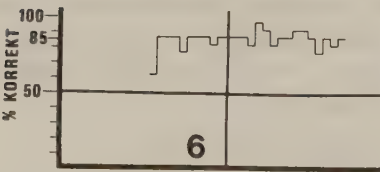
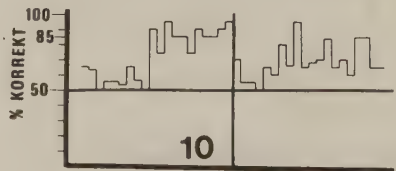
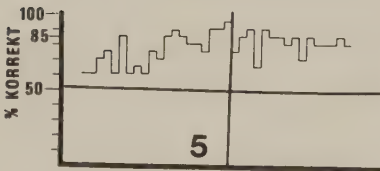
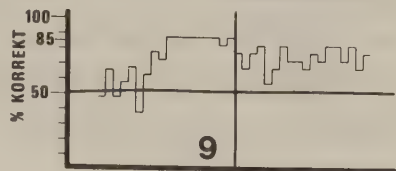
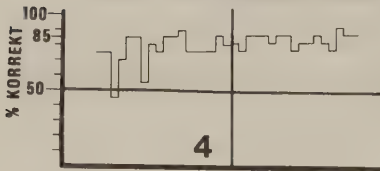
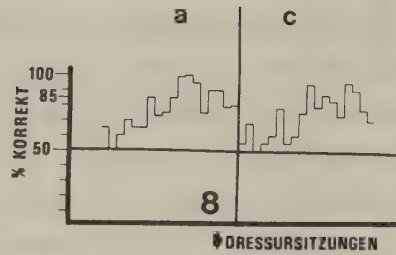
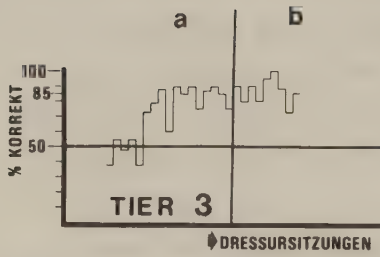
Auf der Abszisse sind die aufeinanderfolgenden Dressursitzungen beginnend mit der Lernphase (Tab. 1) aufgetragen. Die Ordinate zeigt die Zahl korrekter Antworten pro Dressursitzung in Prozent an.

a: Training bis zur bilateralen Läsion

b: Kontrollgruppe

- Läsionslose Tiere 3 bis 6: Trainingsabschnitt, der der Zeit nach bilateraler Läsion bei den anderen Tieren entspricht.
- Tier 7: Training nach minimaler bilateraler Läsion.

c: Läsionsgruppe: Training nach bilateraler Läsion.



II. Unilaterale Läsion

Das Training nach unilateraler Läsion bis zur zweiten Operation gibt trotz der nur drei bis höchstens fünf Trainings-sitzungen Aufschluß über den Einfluß der unilateralen Läsion auf die Dressuraufgabe. Die Tiere 7, 8, 10 und 12 erhielten die erste Läsion am linken auditorischen Cortex, während die Tiere 9, 11 und 13 die erste Läsion am rechten erhielten. Tabelle 2 zeigt die Zusammenstellung der Ergebnisse.

LÄSION	TIER	LEISTUNG in % richtige Antworten		
		vor	nach unilat. Läsion	Δ %
am linken Gyrus temporalis superior	7	90	85	-5
	8	80	75	-5
	10	85	87	2
	12	84	82	-2
am rechten Gyrus temporalis superior	9	85	81	-4
	11	83	79	-4
	13	86	88	2

TABELLE 2: Durchschnittliche Leistung der Versuchstiere vor und nach unilateraler Läsion.

Maximal ergaben sich Abweichungen von 5% zwischen den gemittelten Ergebnissen der Dressursitzungen unmittelbar vor der unilateralen Operation und unmittelbar danach (nicht

signifikant). D.h., die Diskriminationsfähigkeit wird nicht von der unilateralen Läsion beeinflusst. Ferner erweist es sich als gleichgültig an welcher Hemisphäre die Läsion gesetzt wird. Für die weitere Auswertung wurden die Ergebnisse nach unilateraler Läsion mit in den Abschnitt Wiederholung (siehe Tab. 1) einbezogen.

III. Bilaterale Läsion

Die postoperativen Ergebnisse, im Vergleich zur Lern- und Wiederholungsphase sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

A) Kontrollversuche

1.) Tier 3 bis 6: ohne Läsion

Bereits im Abschnitt I wurde gezeigt, daß die Leistung der dressierten Tiere über längere Zeit in etwa stabil bleibt. Somit stehen für die 4 Kontrolltiere Daten von Kontrollsitzen zur Verfügung, die demjenigen Abschnitt der Versuchstiere entsprechen, der sich an die bilaterale Läsion anschließt. Diese Werte sind für die Kontrolltiere in Tabelle 3 in den Spalten d - g eingetragen. Die Tiere benötigen höchstens 4 Sitzungen, um das Kriterium zu erreichen. Die Leistung der Tiere bleibt im Vergleich zur Wiederholung nahezu unverändert (Tab. 3 c - g).

2.) Tier 7: geringfügige Läsion

Die nur wenig ausgedehnte Läsion ist auf die dorsolaterale Oberfläche des Gyrus temporalis superior, vorwiegend zwischen den stereotaktischen Koordinaten (nach dem Atlas von EMMERS

und AKERT (1963)) AP4 und AP8 beschränkt (Abb. 6).

Bilaterale leichte Degeneration konnte nur im mittleren Abschnitt der parvocellulären Region des Corpus geniculatum mediale (CGM_a nach JORDAN (1973)) festgestellt werden. Dies bedeutet eine teilweise Zerstörung des auditorischen Assoziationscortex, während der primäre auditorische Cortex, wie das cytoarchitektonische Bild und die Degeneration im Corpus geniculatum mediale zeigt, nur ganz geringfügig in seinem lateralen Teil in die Läsion mit einbezogen ist.

Die Unterscheidungsfähigkeit zwischen arteigenen und artfremden Lauten wird von der Läsion nicht betroffen. Dies zeigt eindeutig die Leistung von 85% oder mehr richtigen Antworten an 6 unmittelbar aufeinanderfolgenden postoperativen Dressursitzungen (Tab. 3 d,e,f). Daher wurde das Tier in die Kontrollgruppe, also in die Gruppe der Tiere ohne Leistungsdefizit mit eingereiht.

B) Läsionsversuche

1.) Für alle Tiere gültige Ergebnisse.

Im Gegensatz zu den Kontrolltieren waren alle Versuchstiere nicht mehr fähig innerhalb von 320 Versuchen (16 Dressursitzungen) das gestellte Kriterium von 85% oder mehr richtigen Antworten an drei unmittelbar aufeinanderfolgenden Sitzungen zu erfüllen (Tab. 3, e). Vor den Operationen benötigten die Tiere dazu höchstens 80 Versuche (4 Sitzungen; Tab. 3, b). Der Abfall der Dressurleistung zwischen der Wiederholungsphase und nach bilateraler Läsion ist für alle Versuchstiere

signifikant ($p < 0,01$), d.h. postoperatives Behalten wurde von keinem Tier außer der Kontrollgruppe gezeigt. Allerdings bleibt bei einigen Tieren eine deutliche Restdiskriminationsleistung, d.h. ein Behaltensrest erhalten (Tab. 3, d; Abb. 5).

Für die Tiere 4 bis 6, 9 und 11 bis 13 wurde nach Abschluß der postoperativen Dressur geprüft, inwieweit die Tiere unabhängig von den gezeigten Defiziten noch fähig waren, auf den Beginn von Hörstimuli zu antworten. Alle getesteten Tiere lernten diese Aufgabe innerhalb kürzester Zeit (höchstens 30 Versuche bzw. 3 Sitzungen) oder beherrschten sie sofort.

2.) Anatomische Ergebnisse

In den Abbildungen 6 bis 12 sind die anatomischen Befunde in Lateralansichten und Querschnittserien alle 2mm zwischen AP14 und AP-2 angegeben. Zusammenfassend ergeben sich folgende Ergebnisse:

a) Mittlere Läsionen (Abb. 7 - 10)

- Die kleinste Läsion dieser Gruppe beinhaltet die Zerstörung der lateralen Oberfläche des Gyrus temporalis superior zwischen AP2 und AP12, bedeutet also eine Teilzerstörung des auditorischen Assoziationscortex, wobei die in der Tiefe des Sulcus temporalis superior liegenden Anteile ebenso wie der primäre auditorische Cortex verschont blieben (Tier 8; Abb. 7). Die leichte beidseitige Degeneration im Corpus geniculatum mediale beschränkt sich auf den rostralen und mittleren Abschnitt

der parvocellulären Region (CGM_a nach JORDAN (1973)). Auf die Darstellung der Degenerationsherde wurde in den Abbildungen verzichtet.

- Zusätzlich zur obengenannten Läsion findet sich bei den Tieren 9 und 10, wie die cytoarchitektonische Auswertung zeigt, eine teilweise Zerstörung (ca 50%) des primären auditorischen Cortex. Die Läsionen beider Tiere unterscheiden sich in der Längenausdehnung. Der Hauptzerstörungsbereich liegt für Tier 9 zwischen AP3 und AP10 (Abb. 8) und ist bei Tier 10 ausgedehnter zwischen APO und AP11 (Abb. 9). Bei Tier 9 finden sich im rostralen und mittleren Teil des parvocellulären Abschnitts des Corpus geniculatum mediale (CGM_a) bilateral schwere, aber nicht totale Degeneration.
- Zusätzlich zu der zuletzt genannten Läsion ist bei Tier 11 einseitig an der rechten Hemisphäre der Gyrus temporalis superior vollständig bis in die Tiefe des Sulcus temporalis superior abgetragen, was einer Totalzerstörung des rechten auditorischen Assoziationscortex gleichkommt (Abb. 10). Der Schwerpunkt der Läsion liegt für die rechte Hemisphäre zwischen AP2 und AP12, für die linke Hemisphäre zwischen AP3 und AP10. Schwere, aber nicht totale Degeneration mit größerer Ausdehnung im rechten als im linken Corpus geniculatum mediale findet sich im lateralen Abschnitt (CGM_c), sowie im rostralen und mittleren Teil der parvocellulären Region (CGM_a).

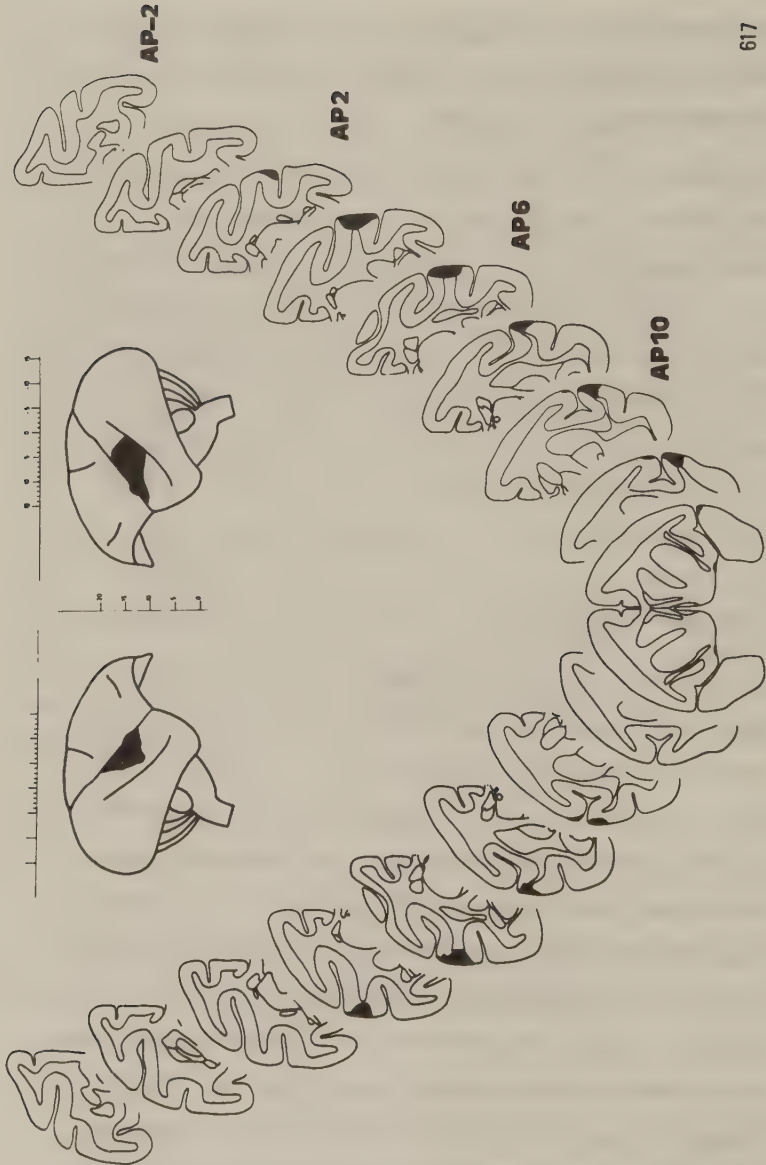


Abb. 6 Läsion im Gyrus temporalis superior bei Tier 7.

Die Koordinatenangaben beziehen sich auf den Atlas von EMMERS und AKERT (1963).

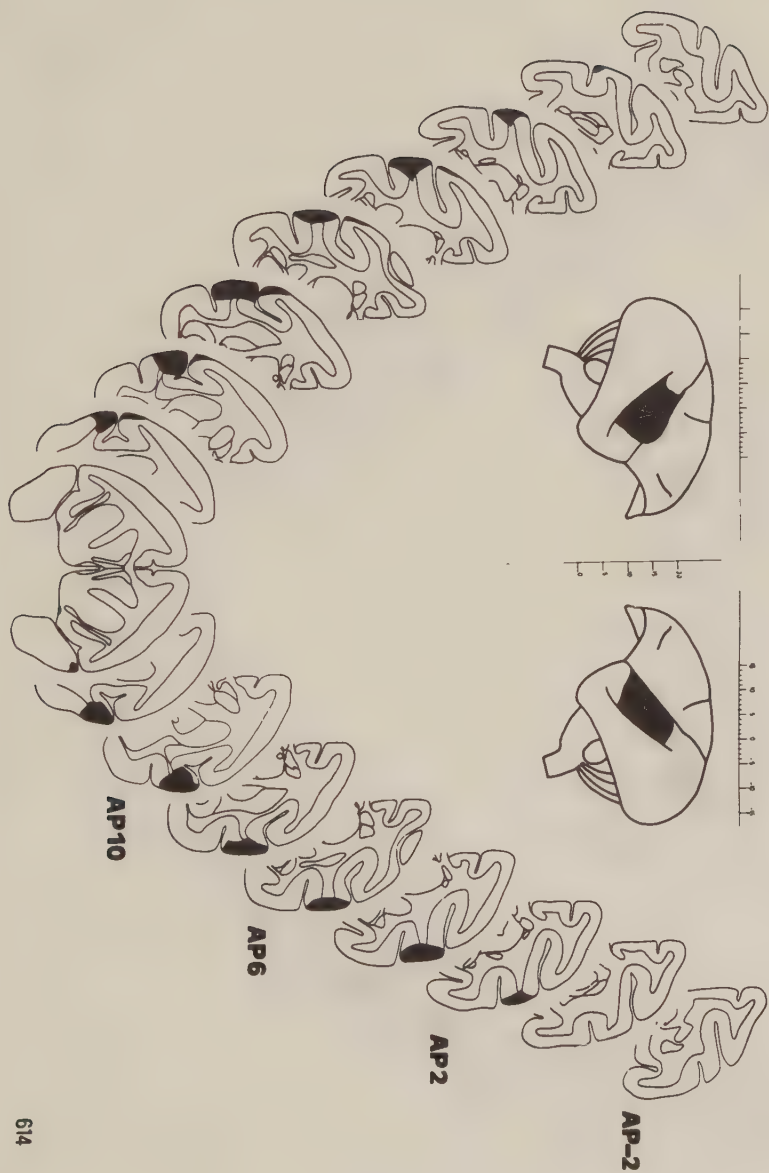


Abb. 7 Läsion: Tier 8

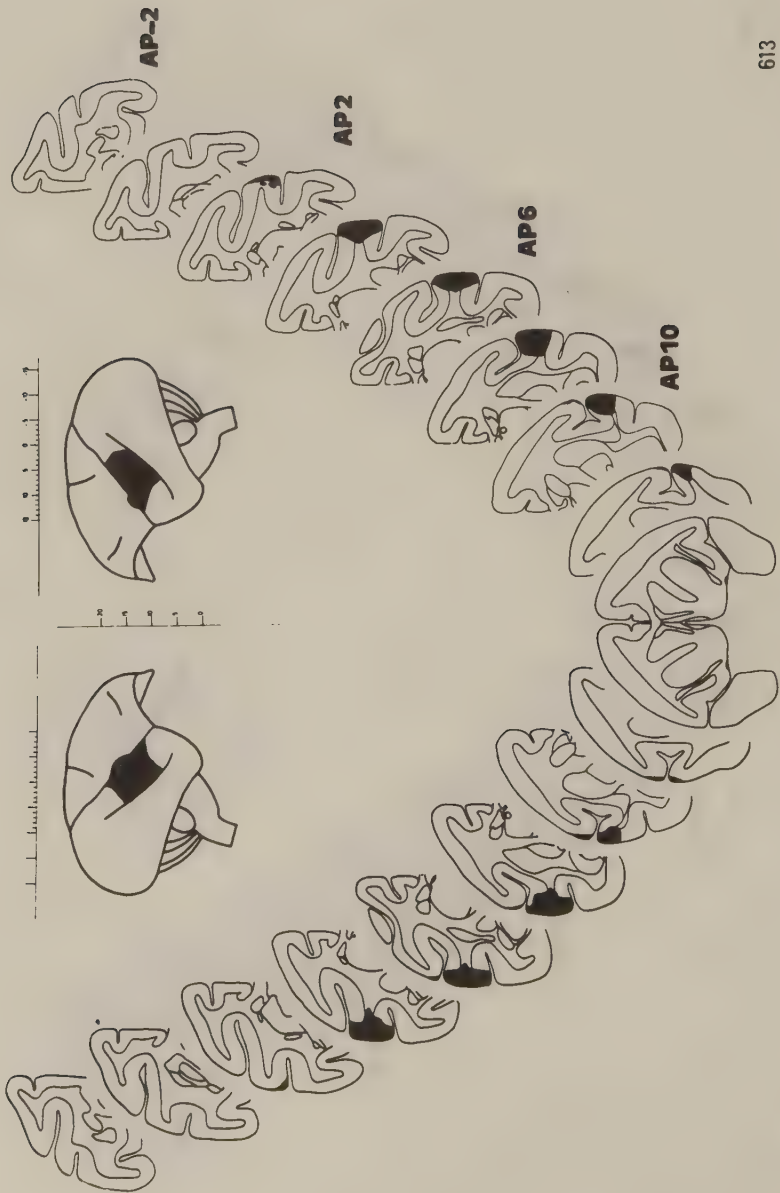


Abb. 8 Läsion: Tier 9

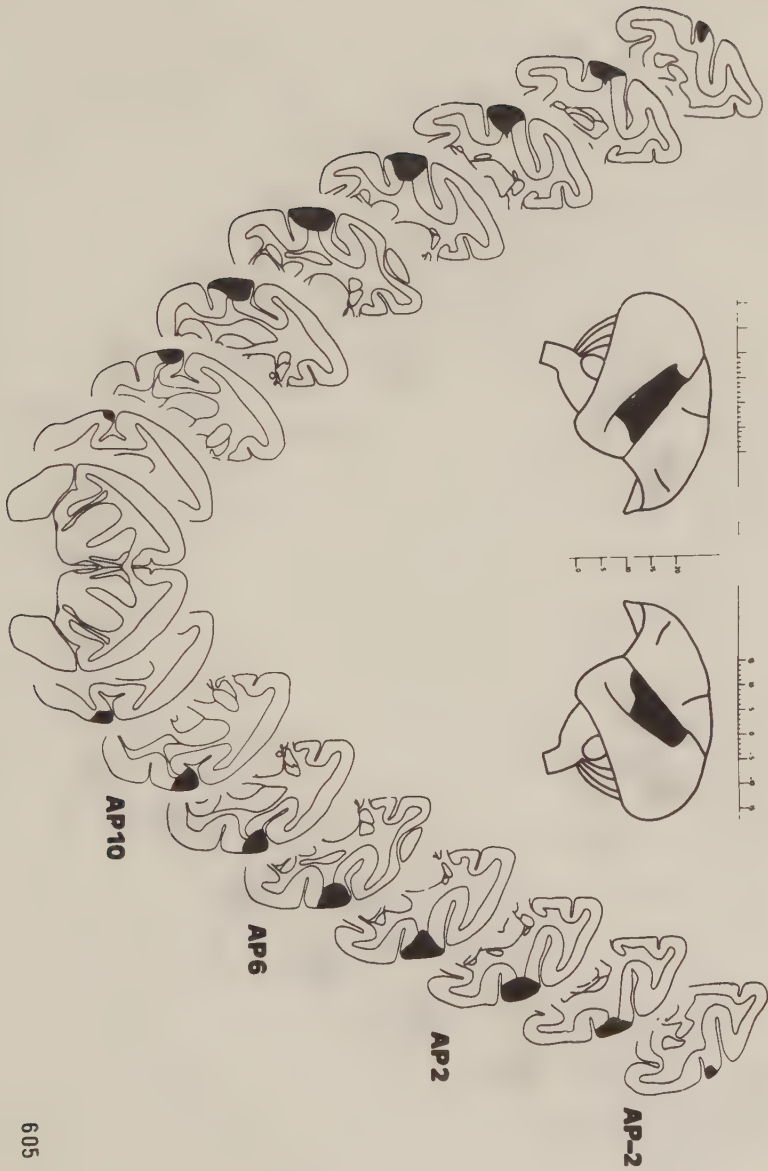


Abb. 9 Läsion: Tier 10

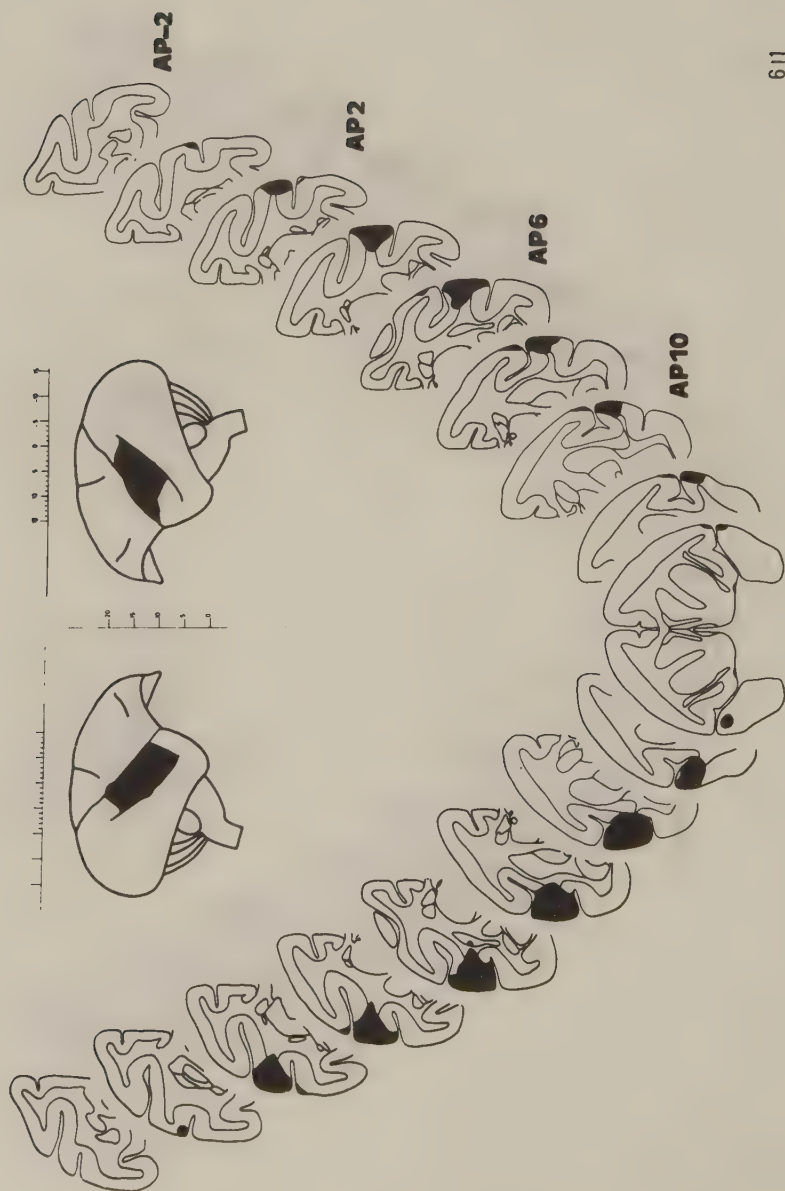
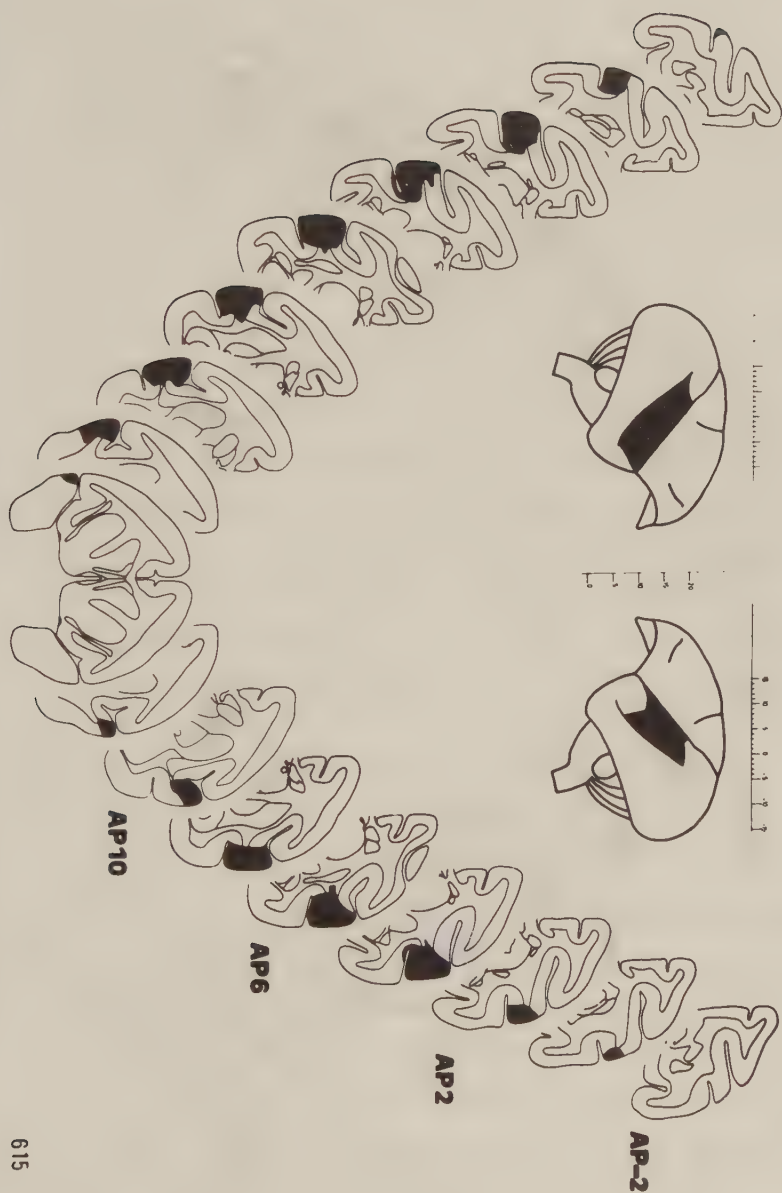


Abb. 10 Läsion: Tier 11



615

Abb. 11 Läsion: Tier 12

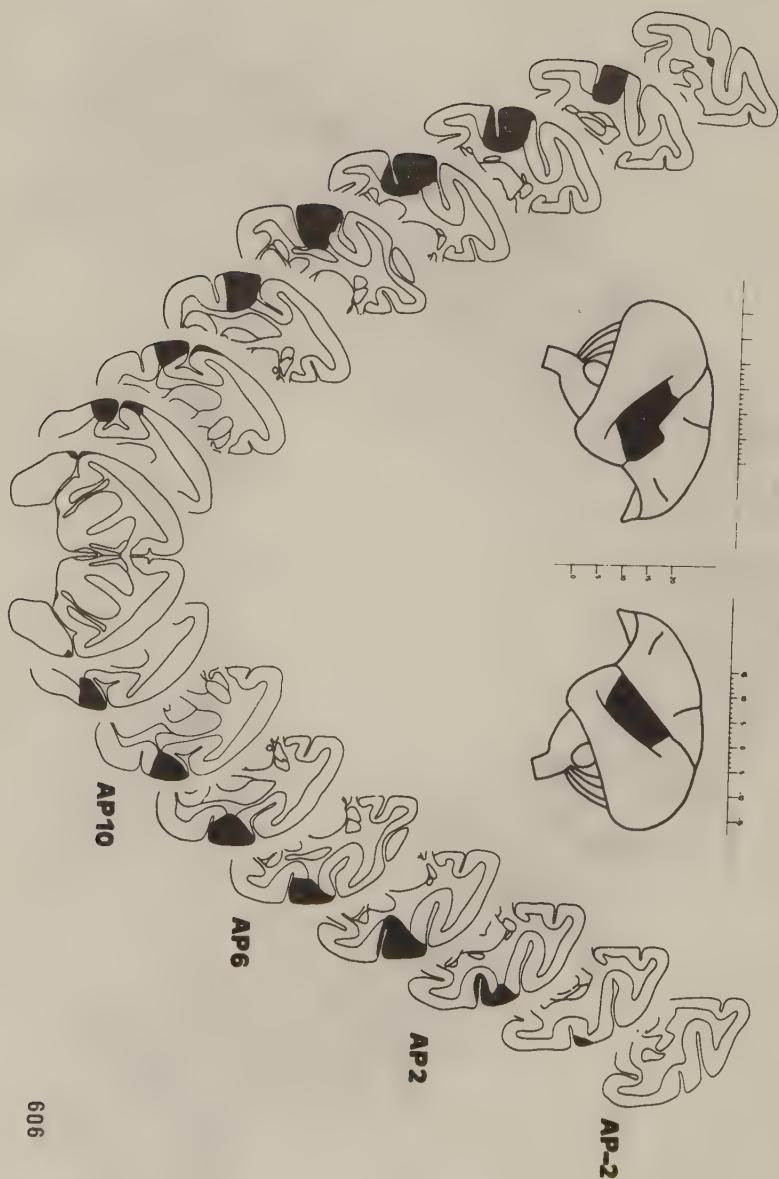


Abb. 12 Läsion: Tier 13

b) Große Läsionen (Abb. 11 und 12)

Bei den Tieren 12 und 13 ist jeweils beidseitig der Gyrus temporalis superior abgetragen, wobei allerdings Reste des temporalen Operculums insbesondere an der linken Hemisphäre, wie die histologische Auswertung zeigt, noch intakt sind. Das bedeutet neben der Totalzerstörung des auditorischen Assoziationscortex nur eine Teilzerstörung von ca. 75% des primären auditorischen Cortex. Bei beiden Tieren fand sich nahezu totale Degeneration im rostralen und mittleren CGM_c , sowie CGM_a . Leichte Degeneration konnte im magnocellulären Abschnitt (CGM_b), allerdings bei Tier 13 nur im rechten CGM_b festgestellt werden. Im caudalen Abschnitt beschränkt sich die leichte Degeneration auf CGM_a .

3.) Vergleich der Änderungen in der Dressurleistung

In Tabelle 3 sind die Tiere nach zunehmender Läsionsgröße angeordnet. Das Verhaltensdefizit, gemessen als Differenz zwischen mittlerer Leistung während der Wiederholungsphase und mittlerer Leistung in der Endphase des postoperativen Trainings steigt mit zunehmender Läsionsgröße an (Tab. 3, g). Wie Tabelle 3, f zeigt, entspricht dies für die Tiere 12 und 13 nur noch einer mittleren Leistung von 59%. Ähnlich niedrige Werte, die zufälliges Beantworten der Dressuraufgabe bedeuten, werden sonst nur von untrainierten Tieren während der ersten Dressursitzungen registriert (Abb. 5).

TIER	LERNEN		WIEDERHOLUNG		POSTOPERATIVES BEHALTEN		POSTOPERATIVES LERNEN			VEREINFACHTE AUFGABE	
	a	b	c	d	e	f	g	h			
Kontrolltiere	3	153	10	86	88	60	87	+1	-		
	4	180	80	80	82	40	81	+1	0		
	5	231	60	85	83	80	80	-5	0		
	6	20	20	84	85	0	84	0	0		
	7	157	0	87	92	0	92	+5	-		
Versuchstiere	8	199	20	83	57	X	77	-6	-		
	9	179	0	85	71	X	73	-12	20		
	10	216	20	87	66	X	73	-14	-		
	11	119	40	85	66	X	69	-16	40		
	12	218	20	86	61	X	59	-27	X		
	13	174	40	89	58	X	59	-30	X		

TABELLE 3: Vergleich der praeoperativen Leistung mit der Leistung nach bilateraler Operation.

a,b,e,h: Zahl der Versuche bis zum Kriterium, aber ohne Kriteriumsversuche

c: % der richtigen Antworten aus 9 Versuchstagen

d: % der richtigen Antworten aus den ersten 9 Dressursitzungen nach bilateraler Läsion

f: % der richtigen Antworten aus den letzten 9 Dressursitzungen nach bilateraler Läsion

g: Differenz in % zwischen Spalte c und f

X: Kriterium nicht erfüllt

-: nicht getestet

Folglich lernen die genannten Tiere 12 und 13 die geforderte Aufgabe nicht mehr. Die restlichen Läsionstiere zeigen zwar schlechtere Dressurergebnisse als präoperativ, aber die Enddiskriminationsleistung liegt deutlich über der von noch nicht dressierten Tieren. Weitere Unterschiede, die eine Einteilung in zwei Gruppen gerechtfertigt erscheinen lassen, sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

KRITERIUM	GRUPPE I Tier 8 - 11	GRUPPE II Tier 12 - 13
1) nach Läsion		
a) deutliche postoperative Restleistung oder vergessen und wiederlernen bis zur Restleistung	ja nein	nein ja
b) vergessen, kein Wiederlernen		
2) mittlere postoperative Leistung	" > 69%	" < 59%
3) Defizit der letzten 9 postoperativen Sitzungen	" < 17%	" > 22%
4) einfache Diskrimination zwischen einem Bellaut und weißem Rauschen lernbar	ja	nein
5) Läsionsgruppe	mittlere Läsion	große Läsion

TABELLE 4: Zusammenstellung der Kriterien für die Einteilung der Versuchstiere in zwei Gruppen.

Als auffälligstes Unterscheidungsmerkmal zeigt sich dabei, daß Tiere der Gruppe I die vereinfachte Diskrimination "Bellaut gegen weißes Rauschen" noch zu leisten vermögen, während dieses den Tieren der Gruppe II nicht mehr gelingt (Tab. 3, h).

Die Dressurleistung unmittelbar nach der Läsion zeigt für die Tiere 8, 10 und 11, jedoch nicht für Tier 9 ein starkes Absinken der Leistung (Tab. 3, d). Die nach dem postoperativen Lernprozeß resultierende Endleistung erreicht dann schließlich die des Tieres 9, das diese Leistung jedoch unmittelbar postoperativ und über die gesamte Nachtrainingsperiode zeigte. Der Grad des postoperativen Behaltens ist also, wie aus dem Vergleich der Läsionen und Tabelle 3,d hervorgeht, nicht mit der Größe der Läsion korreliert. Am deutlichsten zeigt dies Tier 8 mit kleinster Läsion, aber großem postoperativem Vergessen. Dagegen korreliert die Läsionsgröße gut mit dem postoperativen Endleistungsniveau.

DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, daß es beim Totenkopffaffen je nach Größe einer bilateralen Läsion im auditorischen Cortex zu unterschiedlich schweren Defiziten bis hin zum Totalausfall der Dressur kommt. Vergleichbare graduelle Ausfälle bis hin zum Totalausfall werden auch bei anderen Tierarten und für den Menschen berichtet. Dies gilt allerdings nur für Untersuchungen, in denen die zu diskriminierenden Stimuli isoliert geboten werden. Hat das Versuchstier dagegen die Aufgabe, auf eine Änderung eines über die gesamte Dressursitzung im gleichen Rhythmus vorgespielten Sinustons zu reagieren, so gelingt diese Aufgabe - wie an der Katze nachgewiesen wurde (BUTLER et al., 1957) - trotz Hörcortex - abtragung. Der postoperative Ausfall der Dressur bei isoliert gebotenen Diskriminationsreizen kann allerdings durch entsprechendes Nachtraining wieder aufgehoben werden. Solches postoperatives Wiederlernen wurde bei der Katze (MEYER und WOOLSLEY, 1952), beim Hund (TUNTURI, 1955) und beim Affen (JERRISON und NEFF, 1953; IVERSEN und MISHKIN, 1973) beobachtet. Tests beim Menschen in längerem zeitlichen Abstand nach Zerstörung des Gyrus temporalis superior zeigen ebenfalls Wiedererlangung der Diskriminationsfähigkeit für Frequenz-Unterschiede isoliert dargebotener Sinustöne (LHERMITTE et al., 1971).

Die in den obengenannten Untersuchungen verwendeten einfachen "Bursts" von Sinustönen sind sicher nicht mit dem vorliegenden

Lautmaterial vergleichbar. Dies zeigt sich schon daran, daß einfache Frequenzunterscheidungen selbst bei vollständiger Abtragung des auditorischen Cortex wieder erlernt werden können, während ein Wiedererlernen für die vorliegende Dressur nur bei Teilläsionen möglich ist und selbst hier nur mit verminderter Präzision gelingt. Größere Ähnlichkeit mit der vorliegenden Dressur besitzen vom Schwierigkeitsgrad her solche Experimente, in denen Tonsequenzen und Tonmodulationen diskriminiert werden mußten. Dort zeigen sich schwerere Defizite. Die Unterscheidung zwischen zwei Mustern, die sich nur in der zeitlichen Folge von zwei Sinustönen unterscheiden, führt bei der Katze zu folgenden Ergebnissen (DIAMOND und NEFF, 1957): Behalten der Dressur, wenn AI (primärer Hörcortex) und AII (sekundärer Hörcortex) nur geringfügig zerstört werden; Wiederlernfähigkeit, wenn AI, AII und umgebende Gebiete zerstört werden und keine Wiederlernfähigkeit, wenn AI, AII, EP und I-T zerstört sind (EP und I-T sind Cortexbereiche, die unmittelbar ventral an AI und AII anschließen). Ferner zeigt sich nach GOLDBERG et al. (1957) schon bei alleiniger Zerstörung der Region I-T schlechte Wiederlernbarkeit. Von KELLY (1973) wurde gezeigt, daß die genannten Defizite tatsächlich auf die Sequenzmustererkennung beschränkt sind. Denn Katzen, die unfähig sind, ein Frequenzmuster ABA von BAB zu unterscheiden, können mit großer Sicherheit Frequenzmodulationen $A \rightarrow B$ von $B \rightarrow A$ diskriminieren.

Die Homologie der einzelnen obengenannten Regionen insbesondere I-T beim Affen ist bisher wenig untersucht. Daher beschränken sich die folgenden Angaben über Läsionen auf die in der Einleitung näher beschriebene Unterscheidung in Kern- und Gürtelzone des auditorischen Cortex. Es zeigt sich, daß Abtragung der Kernzone und weitgehende Zerstörung der Gürtelzone ein Vergessen der Aufgabe mit Verlust der Wiederlernfähigkeit bedingen, während bei geringfügigeren Läsionen die Wiederlernfähigkeit erhalten bleibt (JERRISON und NEFF, 1953; NEFF, 1961b). Wird die Gürtelzone ohne nennenswerte Verletzung des Kerngebietes zerstört, führt dies zu einem Vergessen bei erhaltener - wenn auch teilweise verminderter - Wiederlernfähigkeit (NEFF, 1961a). Beim Menschen führt die bilaterale Zerstörung des Temporallappens zu einem Verlust der Unterscheidungsfähigkeit für Tonsequenzen (LHERMITTE et al., 1971). Die genannten Ergebnisse decken sich mit den vorliegenden Befunden der Gruppe II, da in beiden Fällen erst eine weitgehendste Zerstörung des auditorischen Cortex zu einem Totaldefizit führt.

Dieses Totaldefizit betrifft in der vorliegenden Untersuchung nicht nur die eine Generalisierung verlangende Dressur, sondern auch die vereinfachte Dressur, die nur noch die Unterscheidung zwischen zwei festgelegten Lautmustern verlangt (Tiere 11, 12). Weiter besteht Übereinstimmung mit den Untersuchungen anderer Autoren bei kleinen Läsionen. Diese vermögen auch bei Katzen eine Dressur auf unterschiedliche

Frequenzmuster nicht zu beeinträchtigen. Gleiches zeigte sich für Tier 7, das nur eine Teilzerstörung der lateralen Oberfläche des Gyrus temporalis superior aufweist.

Mit Vokalisationen vergleichbar komplexe Hörstimuli wurden bisher nur noch beim Menschen getestet, wie von LHERMITTE et al. (1971) an zwei Patienten mit bilateraler Zerstörung der auditorischen Region und einem dritten Fall mit vermuteter ähnlicher Läsion angegeben wird. Ein ähnlicher Befund wird von GOLDSTEIN et al. (1975) berichtet. Die weitgehende Zerstörung der auditorischen Region führt zur Unfähigkeit, Frequenzmuster, gesprochene Worte, Musik und Geräusche voneinander zu unterscheiden, während, wie schon oben erwähnt, Intensitäts- und Frequenzunterschiede erkannt werden können. D.h., daß beim Menschen bei vergleichbarer Läsion nicht die Hörfähigkeit, aber die Unterscheidungsfähigkeit für komplexe Lautmuster beeinträchtigt ist. Gleiches gilt für den Totenkopffaffen. Der Ausfall der Diskriminationsleistung ist nicht - wie die Kontrollversuche gezeigt haben - auf den Verlust der Hörfähigkeit oder die Unfähigkeit, einem gehörten Stimulus ein motorisches Verhalten zuzuordnen, zurückzuführen. Versuche am Rhesusaffen mit visuellen Mustererkennungsaufgaben und Zerstörung des auditorischen Cortex (MASSOPUST et al., 1964; WEGENER, 1968; DEWSON et al., 1969) zeigen, daß mit großer Wahrscheinlichkeit der Ausfall in der Dressurleistung nur auf auditorische Mustererkennungsaufgaben beschränkt, also modalitätsspezifisch ist. Das Defizit ist folglich in der Störung des diskriminierenden Apparats oder in der Unfähigkeit

zu suchen, zwei diskriminierten Stimuli zwei verschiedene motorische Verhaltensweisen (Sprung oder Sitzenbleiben) zuzuordnen. Welche von beiden Erklärungsmöglichkeiten tatsächlich zutrifft, ist aufgrund der hier verwendeten Meßmethode, nämlich der Registrierung von durch den Reiz hervorgerufenem motorischen Verhalten, nicht zubeantworten. Den einzigen Hinweis, daß es sich um eine Beeinflussung der Diskriminationsfähigkeit selbst handeln könnte, liefern die oben erwähnten Untersuchungen am Menschen, bei denen durch verbale Kommunikation und durch schriftliche Mitteilung die Möglichkeit besteht, den Weg über den Zuordnungsmechanismus (spezifischer Reiz - spezifische Reaktion) zu umgehen. Hier zeigt sich, daß die verschiedensten Stimuli als gleich empfunden werden: "Je n'entends rien. C'est toujours le même bruit", wie dies ein Patient von LHERMITTE et al. (1971) formulierte, obwohl Hörreize, die verschiedenste Umweltgeräusche, Tierschreie, einzelne Musikinstrumente und Gesangspartien umfaßten, geboten wurden.

Weitere Befunde, die eine Beeinträchtigung der Diskriminationsfähigkeit beim Menschen zeigen, wurden von SHANKWEILER (1966) und MILNER et al. (1965) veröffentlicht. Es handelt sich aber nur um einseitige Läsionen des Hörcortex, sodaß keine Totalausfälle auftraten. Darüberhinaus zeigte sich, daß nach rechtsseitiger temporaler Lobektomie diese Ausfälle deutlich größer waren als nach linksseitiger Lobektomie. Solche

hemisphärischen Asymmetrien wurden beim Totenkopffaffen nicht gefunden - woraus auch durch diese Experimente auf eine geringere Spezialisierung der Hemisphären beim Affen im Vergleich zum Menschen geschlossen werden kann.

ZUSAMMENFASSUNG

Dreizehn Totenkopffaffen wurden darauf dressiert, arteigene von artfremden Lauten zu unterscheiden. Alle 13 Tiere lernten innerhalb von durchschnittlich 173 Dressurversuchen arteigene Laute (Generalisieren über 57 verschiedene Lautvarianten) mit einem Sprungverhalten und artfremde Laute (Generalisieren über 75 verschiedene Varianten) mit dem Zurückhalten dieser Reaktion zu beantworten. Die geringe Zahl der Trainingsversuche wurde durch die verwendete soziale Belohnung erreicht: das jeweils vor dem Versuch isoliert gehaltene Tier sieht nach jedem richtigen Sprung für eine halbe Minute einen stummgemachten Artgenossen (bei Anwendung einer Schock-Vermeidungsdressur erhöht sich die Anzahl der erforderlichen Dressurdurchgänge auf das doppelte).

Die gelernte Aufgabe wird nach etwa 75%iger bilateraler Zerstörung des primären auditorischen Cortex (AI) und gleichzeitiger Totalläsion des auditorischen Assoziationscortex (AII) vergessen und kann nicht wieder gelernt werden (zwei Tiere). Selbst eine vereinfachte Unterscheidungsaufgabe, bei der ein einzelner arteigener Laut von weißem Rauschen zu unterscheiden ist, kann von den Tieren nicht mehr gelernt werden. Eine Aufgabe, die keine Diskrimination mehr verlangt, sondern nur noch den Sprung auf jeden Hörreiz, wird dagegen von den Tieren innerhalb von höchstens 30 Versuchen gelernt.

Bilaterale Läsionen, die den primären auditorischen Cortex

und auditorischen Assoziationscortex nur unvollständig zerstören, führten bei vier Tieren zu signifikant verminderter Präzision im Beantworten der ursprünglichen Aufgabe, während die einfache Diskrimination und die Reaktion auf den Beginn eines auditorischen Stimulus nach wenigen Lernversuchen einwandfrei beantwortet wurden. Kleine Läsionen im Bereich des auditorischen Assoziationscortex führen zu keiner Beeinträchtigung der Dressurleistung. Unilaterale Läsionen führen auch unabhängig von ihrer Größe zu keinem Defizit.

LITERATURVERZEICHNIS

- Ades, H.W. und Felder, R.: The acoustic area of the monkey (Macaca mulatta). J. Neurophysiol. 5, 49-54 (1942).
- Albert, M.L., Sparks, R. und Stockert, T. von: A case study of auditory agnosia: linguistic and non-linguistic processing. Cortex 8, 427-443 (1972).
- Butler, R.A., Diamond, I.T. und Neff, W.D.: Role of auditory cortex in the discrimination of changes in frequency. J. Neurophysiol. 20, 108-120 (1957).
- Clark, W.E. und LeGros, : The thalamic connections of the temporal lobe of the brain of the monkey. J. Anat.(Lond.) 70, 447-464 (1936).
- Cornwall, P.: Loss of auditory pattern discrimination following insular-temporal lesions in cats. J. comp. physiol. Psychol. 63, 165-168 (1967).
- Dewson, J.H., Pribram, K.H. und Lynch, J.C.: Effects of ablations of temporal cortex upon speech sound discrimination in the monkey. Exp. Neurol. 24, 579 (1969).
- Diamond, I.T. und Neff, W.D.: Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns. J. Neurophysiol. 20, 300-315 (1967).
- Dumont, F.V.: The Squirrel Monkey in a Seminatural Environment. In: Rosenblum, L.A. und Cooper, R.W. (eds.): The Squirrel Monkey. Academic Press, New York 1968.
- Emmers, R. und Akert, K.: A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Squirrel Monkey (Saimiri sciureus). The University of Wisconsin Press, Madison 1963.
- Forbes, B.F. und Moskowitz, N.: Projections of the auditory responsive cortex in the squirrel monkey. Brain Res. 67, 239-254 (1974).

- Goldberg, J.M., Diamond, I.T. und Neff, W.D.: Auditory discrimination after ablation of temporal and insular cortex in cat. Fed. Proc. 16, 204 (1957).
- Goldberg, J.M. und Neff, W.D.: Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas. J. Neurophysiol. 24, 119 (1961).
- Goldstein, M.N., Brown, M. und Holländer, J.: Auditory agnosia and cortical deafness: analysis of a case with three-year follow-up. Brain Lang. 2, 324-332 (1975).
- Hind, J.E., Benjamin, R.M. und Woolsey, C.N.: Auditory cortex of the squirrel monkey. Fed. Proc. 17, 71 (1958).
- Hupfer, K.: Advantage of social reinforcement in training squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). XIVth International Ethological Conference, Parma 1975.
- Hupfer, K. und Maurus, M.: Operant conditioning of the squirrel monkey with social reinforcement. Naturwiss. 62, 42-43 (1975).
- Iversen, S.D. und Mishkin, M.: Comparison of superior temporal and inferior prefrontal lesions on auditory and non-auditory tasks in rhesus monkeys. Brain Res. 55, 355-367 (1973).
- Jerrison, H.J. und Neff, W.D.: Effect of cortical ablation in the monkey on discrimination of auditory patterns. Fed. Proc. 12, 73 (1953).
- Jones, T.C., Thorington, R.W., Hu, M.M., Adams, E. und Cooper, R.W.: Karyotypes of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) from different geographic regions. Amer. J. of Physical Anthropology 38, 269-277 (1973).
- Jordan, H.: The structure of the medial geniculate nucleus (MGN). A cyto- and myeloarchitectonic study in the squirrel monkey. J. comp. Neurol. 148, 469-480 (1973).

- Jürgens, U. und Ploog, D.: Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. *Exp. Brain Res.* 10, 532-554 (1970).
- Kelly, J.B.: The effects of the insular and temporal lesions in cats on two types of auditory pattern discrimination. *Brain Res.* 62, 71-87 (1973).
- Kryter, K.D. und Ades, H.W.: Studies on the function of higher acoustic nervous centers in the cat. *Amer. J. Psychol.* 56, 501-536 (1943).
- Lhermitte, F., Chain, F., Escourolle, R., Ducame, B., Pillon, B. und Chedru, F.: Etude des troubles perceptifs auditifs dans les lésions temporelles bilatérales. *Revue Neurolog.* 124, 329-351 (1971).
- MacLean, P.D.: Mirror display in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Science* 146, 950-952 (1964).
- Massopust, L.C., Barnes, H.W., Verdura, J. und Mecker, J.: Auditory discrimination in cortical ablated monkeys. *Anat. Rec.* 148, 417-428 (1964).
- Massopust, L.C., Wolin, J.L.R., und Kadoya, S.: Evoked responses in the auditory cortex of the squirrel monkey. *Exp. Neurol.* 21, 35-40 (1968).
- Mesulam, N.M., Pandya, D.N.: The projections of the CGM within the sylvian fissure of the rhesus monkey. *Brain Res.* 60, 315-333 (1973).
- Meyer, D.R. und Woolsey, C.N.: Effects of localized cortical destruction on auditory discriminative conditioning in cat. *J. Neurophysiol.* 16, 149-162 (1952).
- Milner, B., Kimura, D. und Taylor, L.B.: Noverbal auditory learning after frontal or temporal lobectomy in man. *Eastern Psychological Assoc.* (1965).
- Neff, W.D.: Neural mechanisms of auditory discrimination. In: Rosenblith, D.A. (ed.), *Sensory Communication*. M.I.T. Press, Cambridge, Mass. 1961a.

- Neff, W.D.: Discriminatory capacity of different divisions of the auditory system. In: Brazier, M.A.B. (ed.), Brain and Behavior, Vol. 1, Washington 1961b.
- Neff, W.D., Diamond, I.T. und Casseday, H.J.: Behavioral studies of auditory discrimination: central nervous system. In: Keidel, W.D. und Neff, W.D. (ed.), Auditory System, Handbook of Sensory Physiology, Vol. V/2, Springer, Berlin 1975.
- Newman, J.D. und Wollberg, Z.: Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalization. Science 175, 212-214 (1972).
- Newman, J.D. und Wollberg, Z.: Responses of the single neurons in the auditory cortex of squirrel monkeys to variants of a single call type. Exp. Neurol. 40, 821-824 (1973a).
- Newman, J.D. und Wollberg, Z.: Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys. Brain Res. 54, 287-304 (1973b).
- Oesterreich, R.E., Strominger, N.L. und Neff, W.D.: Neural structures mediating sound intensity discrimination in the cat. Brain Res. 27, 251-270 (1971).
- Pandya, D.N. und Sanides, F.: Architectonic parcellation of the temporal operculum in rhesus monkey and its projection pattern. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 139, 127-161 (1973).
- Pfanzagl, J.: Allgemeine Methodenlehre der Statistik II. Walter de Gruyter, Berlin 1968.
- Ploog, D., Hupfer, K., Jürgens, U. und Newman, J.D.: Neuroethological studies of vocalization in squirrel monkeys with special reference to genetic differences of calling in two subspecies. In: Brazier, M.A.B. (ed.), Growth and Development of the Brain, IBRO Monograph Series, Vol. 1, Raven Press, New York 1975.

- Raab, D.H. und Ades. H.W.: Cortical and mid-brain mediation of a conditioned discrimination of acoustic intensities. Amer. J. Psychol. 59, 59-63 (1946).
- Rosenzweig, M.: Discrimination of auditory intensities in the cat. Amer. J. Psychol. 59, 127-136 (1946).
- Schott, D.: Quantitative analysis of the vocal repertoire of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Z. Tierpsychol. 38, 225-250 (1975).
- Shankweiler, D.: Effects of temporal lobe damage on perception of dichotically presented melodies. J. comp. physiol. Psychol. 62, 115-119 (1966).
- Stepien, L.S. und Cordeau, J.P.: Memory in monkeys for compound stimuli. Amer. J. Psychol. 73, 388 (1960).
- Thompson, R.F.: Function of auditory cortex of cat in frequency discrimination. J. Neurophysiol. 23, 321-334 (1960).
- Trahiotis, C. und Elliott, D.N.: Extension of the Neff neural model to situations demanding discrimination among complex stimuli. J. acoust. Soc. Amer. 47, 1116-1127 (1970).
- Tunturi, A.R.: Effect of lesions of the auditory and adjacent cortex on conditioned reflexes. Amer. J. Physiol. 181, 225-229 (1955).
- Wegener, J.G.: The effect of cortical lesions on auditory and visual discrimination behavior in monkeys. Cortex 4, 203-232 (1968).
- Wegener, J.G.: Role of the caudal medial geniculate nucleus and its cortical projection in the discrimination of temporally organized visual and auditory patterns. J. acoust. Soc. Amer. 55 (Suppl.), S86 (1974).
- Winter, P., Ploog, D. und Latta, J.: Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), its analysis and significance. Exp. Brain Res. 1, 359-384 (1966).

- Winter, P.: The variability of peep and twit calls in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia primat.* 10, 204-215 (1969a).
- Winter, P.: Dialects in squirrel monkeys: vocalization of the roman arch type. *Folia primat.* 10, 216-229 (1969b).
- Winter, P. und Funkenstein, H.H.: The auditory cortex of the squirrel monkey: neuronal discharge patterns to auditory stimuli. *Proc. 3rd Int. Congr. Primat. Zürich* 2, 24 (1970).

Ich möchte mich für die vielfältige Hilfe bei den Mitarbeitern der Abteilung für Verhaltensforschung, der EDV-Abteilung, der Bibliothek und der Fotoabteilung, sowie bei den Tierpflegern am Max-Planck-Institut für Psychiatrie bedanken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. D. Ploog, der die Arbeit überhaupt erst ermöglicht hat, sowie Herrn Dr. U. Jürgens und Herrn Dr. M. Maurus für die ständige Hilfsbereitschaft und anregende Diskussionen und Frau I. Becker für die Hilfe bei der Durchführung der Versuche, der Auswertung und Histologie.

L E B E N S L A U F

Geboren am 19.7.1948 in München als Sohn der kaufmännisch Angestellten Anni und Josef Hupfer.

1954 - 1958	Volksschule am Winthirplatz in München
1958 - 1967	Rupprechtgymnasium München mit Abitur als Abschluß
1967 - 1969	Grundwehrdienst
ab 1969	Biologie- und Chemiestudium an der Universität München
Frühjahr 1973	1. Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien in Bayern
Sommer 1973	Beginn der Doktorarbeit bei Professor Dr. D. Ploog am Max-Planck-Institut für Psychiatrie mit dem Thema " Erkennung arteigener Laute des Totenkopffaffen (Saimiri sciureus) nach Zerstörung der Hörrinde".

